黔中喀斯特次生林群落结构动态

李婷婷[1]，容丽[1*]，王梦洁[1]，叶天木[1]，王琪[2]

（1. 贵州师范大学 地理与环境科学学院，贵阳 550025；2. 贵州师范大学 喀斯特研究院，贵阳 550025）

摘要：喀斯特地区群落结构动态研究，是生态重建和石漠化治理中需解决的关键问题。基于黔中普定县6块永久监测样地在2013 年、2015 年和2019 年的监测资料，分析7 年间喀斯特次生林重要值、物种消长结构、物种多样性、径级结构和垂直结构的动态特征。结果表明：(1)刺楸（*Kalopanax septemlobus*）、朴树（*Celtis sinensis*）等乔木种的优势度增大，更新率较高，竹叶椒（*Zanthoxylum armatum*）、杭子梢（*Campylotropis macrocarpa*）和火棘（*Pyracantha fortuneana*）等先锋种的重要值减少，且死亡率较高。(2)物种多样性指数各年间无显著差异，物种丰富度和 Margalef 丰富度指数呈先增加后减少的趋势，Shannon-Wiener 多样性指数基本稳定，均匀度指数呈先减少后增加趋势，其在2013 年和2019 年之间差异显著。(3)径级和树高结构呈“倒 J 型”和“左偏正态”分布，各年间差异不显著，乔木层大径级（DBH≥10 cm）个体数增加，但高大乔木（H≥9 m）个体数和种数减少，灌木层中火棘、杭子梢和小冻绿树（*Rhamnus rosthornii*）等灌木种在0 m≤H＜3 m 和0 cm≤DBH＜2.5 cm 的个体数减少，而刺楸、朴树等乔木种个体数增加。喀斯特次生林的自然演替过程较缓慢且复杂多样，层次结构不明显，群落总体处于演替进展的中前期，群落更新良好，将进一步以乔木占优势的方向发展。

关键词：喀斯特，群落结构，多样性指数，动态特征，贵州

中图分类号：Q948.15　　　　**文献标识码：**A

Dynamics of phytoecommunity structure of karst secondary forest in Central Guizhou

LI Tingting[1]，RONG Li[1*]，WANG Mengjie[1]，YE Tianmu[1]，WANG Qi[2]

(1. *School of Geography and Environmental Sciences*, *Guizhou Normal University*, Guiyang 550025, China; 2. *School of Karst Science*, *Guizhou Normal University*, Guiyang 550025, China)

Abstract: The dynamic study of community structure in karst area is a key problem to be solved in ecological reconstruction and rocky desertification control. Based on the monitoring data of 6 permanent monitoring sample plots in Puding County of Central Guizhou Province in 2013, 2015 and 2019, the dynamic characteristics of important value, species fluctuation structure, species diversity, diameter class structure and vertical structure of karst secondary forest in 7 years were analyzed. The results were as follows: (1) The dominant degree and regeneration rate of *Kalopanax septemlobus* and *Celtis sinensis* increased, while the important values of *Zanthoxylum armatum*, *Campylotropis macrocarpa* and *Pyracantha fortuneana* decreased, and the mortality rate was higher. (2) There was no significant differences in species diversity index between different years. Species richness and Margalef richness index increased first and then decreased.

收稿日期：2020-08-16

基金项目：国家十三五重点研发计划课题 (2016YFC0502607)；贵州省科技计划重大专项(黔科合平台人才[2017]5411 号)；贵州省世界一流学科建设计划项目（黔教科研发 [2019]125 号) [Supported by the National Key Research and Development Program of China (2016YFC0502607); Key Science and Technology Program of Guizhou Province ([2017]5411); World Top Discipline Program of Guizhou Province ([2019] 125)]。

作者简介：李婷婷（1995-），女，贵州遵义人，硕士研究生，主要从事植物地理学研究，（E-mail）1782936282@qq.com。

[*]**通信作者：**容丽，博士，教授，研究方向为植物生态、岩溶环境生态等，（E-mail）ronglit@126.com。

Shannon-Wiener diversity index was basically stable, and uniformity index decreased first and then increased, the difference was significant between 2013 and 2019. (3) The distribution of diameter class and tree height showed “inverted J” and “left partial normal” distribution, and there was no significant differences in different years. The number of individuals of large diameter class (DBH≥10 cm) increased, but the number of tall trees (H≥9 m) decreased. In the shrub layer, the number of individuals of *Pyracantha fortuneana*, *Campylotropis macrocarpa* and *Rhamnus rosthornii* at 0≤H<3 m and 0≤DBH<2.5 cm, decreased, while that of *Kalopanax septemlobus* and *Celtis sinensis* decreased. The individual number of arbor species increased. The natural succession process of karst secondary forest is slow and complex, and the hierarchical structure is not obvious. The community is in the middle and early stage of succession, and the community regeneration is good, which will further develop in the direction of arbor dominance.
Keywords: karst, phytoecommunity structure, diversity index, dynamics characters, Guizhou

群落结构是植物群落的基本属性，是所有种类及个体在空间中的配置状况，也是认识群落组成、变化和发展趋势的基础（袁蕾等，2014；史作民等，2002）。结构是群落的重要特征，每种植被群落类型都有其相应的固定结构，群落结构反映了群落对环境的适应、动态和机能（贺金生等，1998）。随着植被群落演替的进行，群落物种组成和结构会随时间推移发生改变，群落多样性随之发生变化（Feeley et al.，2011；Yamada et al., 2011）。探讨群落结构对揭示群落演替、物种共存和生物多样性维持机制至关重要（Loreau et al., 2001；Pandey et al., 2003；王云泉等，2015），植被群落的演替趋势与群落结构的动态变化密切相关。随着森林大样地的建立与兴起（马克平，2015；米湘成等，2016），长期固定样地监测研究已成为热点研究方向，在此基础上，物种多样性维持机制和群落动态等理论得到了重要突破（Condit et al., 2000, 2006; Wright, 2002）。近年来国内众多学者基于永久样地在对不同植被类型进行群落结构研究，其内容涉及亚热带针阔混交林（周小勇等，2004）、暖温带落叶阔叶次生林（刘海丰等，2011）、亚热带常绿落叶阔叶混交林（邹顺等，2018）、亚热带常绿阔叶林（杨庆松等，2011）、热带季雨林（张高磊等，2015）等自然植被的动态研究。群落结构是研究群落演替变化的基础，通过对群落结构动态研究，获取群落更新变化规律，为区域植被恢复和生态重建奠定科学基础。

全球喀斯特面积约占陆地面积的 12%，我国以贵州为中心的西南地区占据了世界上面积最大，且最集中连片的喀斯特区域(熊康宁等，2011)，喀斯特地区的生态环境具有景观异质性强、土被不连续、岩石裸露率高、土地承载力低的特点，喀斯特山地植被易受到干扰和破坏，森林的恢复困难，而植被恢复是改善喀斯特地区生态环境的根本措施和手段（王德炉等，2003），开展群落结构动态研究对喀斯特地区植被恢复以及石漠化治理具有重要意义。近年来，已有不少研究者对喀斯特植被的群落结构进行了研究，兰斯安等（2016）在广西木论对喀斯特常绿落叶阔叶混交林植物组成特征进行研究，覃弦和龙翠玲（2016）研究了茂兰不同演替阶段的种群结构特征，但已有研究缺乏时空的对比性，且主要集中在喀斯特森林自然保护区内，而对于生态恢复困难的石漠化突出地区的植被动态研究尚未见报道。因此，以黔中普定县喀斯特生态站监测样地为例，基于 2013 年初测、2015 和 2019 年复测 3 次调查数据，探讨黔中喀斯特次生林在不同调查时间点的优势度和结构的变化特点，分析不同年份间群落整体及其优势物种的更新和消亡变化、结合多样性指数变化情况，揭示黔中喀斯特次生林演替特征和规律，以期为喀斯特次生林的管理和生物多样性保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地普定县（105°45' 06.65" E，26°22' 07.06" N）生态试验站样地位于贵州省中部偏西，隶属于安顺市，占地总面积 11.3 hm^2。普定县是典型的喀斯特地貌区，海拔为 1 176 m，地势为南、北部高，中间低。属于中亚热带季风温暖湿润气候，季风交替十分明显，全年气候温和，辐射能量低，年平均气温 15.2 ℃，平均日照时数 1 189 h，县内无霜期可达 301 d，雨量充沛，年平均降水 1 341 mm，降水主

要集中于 5—9 月，区域内相对湿度可达到 80%。普定县碳酸岩分布广泛，土壤类型以石灰土、黄壤为主，其中石灰土分布最为广泛。乔木层以壳斗科（Fagaceae）、樟科（Lauraceae）、榆科（Ulmaceae）植物为主，灌木层以蔷薇科（Rosaceae）、樟科、豆科（Leguminosae）、桑科（Moraceae）、葡萄科（Vitaceae）、忍冬科（Caprifoliaceae）植物为主，草本层以禾本科（Gramineae）、莎草科（Cyperaceae）、菊科（Asteraceae）植物为主。

1.2 样地设置与植被调查

为了对喀斯特次生林植被演替进行长期动态监测，以黔中普定县南方典型喀斯特次生林群落为研究对象，采用典型取样法，2013 年 7—8 月在普定县城北 5 km 处的城关镇陇嘎村沙湾组建立了固定样地来进行长期监测，样地为典型的喀斯特次生林群落，其基准点地理坐标为 105°46.′39.06″ E、 26°15′25.8″ N，海拔在 1 166~1 470 m 之间，利用典型样方调查法，在典型地段分别设置 6 个不连续样地，每个样地为 30 m ×30 m，再将每个样地细分为 36 个 5 m ×5 m 小型样方。对样方内木本植物个体进行挂牌和编号，记录其树高、胸径、平均基径（灌木）冠幅、种名、株数等。对样方内的草本个体采取系统抽样法，记录其种名、平均高度、株数、平均盖度（草本）等，并且对植物进行每木定位（确定其 x，y 坐标），同时用 GPS 记录各样方中心的经纬度和海拔等地理坐标，调查测量其坡度、坡位、坡向、岩石裸露率、干扰程度、群落高度、土壤类型等生境情况。2015 年 8 月和 2019 年 10 月进行复测，调查方法同 2013 年。

1.3 数据处理

1.3.1 重要值计算

采用 2013 年、2015 年和 2019 年的数据来分析群落结构动态，为了客观反映植被在群落中的地位和作用，根据乔木、灌木的重要值统计，按照大小顺序确定十个物种来进行群落中物种优势度变化分析。

$IV_{乔灌}$=（相对密度+相对频度+相对显著度）/3

式中：相对密度、相对频度和相对显著度参考薛建辉等（2006）的方法进行计算，其中乔木的相对显著度以胸高断面积计算，灌木相对显著度以基面积进行计算。

1.3.2 物种多样性指数的计算

群落多样性用物种丰富度(S) 、Shannon-Wiener 多样性指数(H') 、Margalef 丰富度指数(E) 、Pielou 均匀度指数(J) 和 Simpson 多样性指数(D)来测度（李俊青，2006）。

Shannon-Wiener 指数 H':

$$H' = -\sum P_i \ln P_i$$

Margalef 丰富度指数 E:

$$E = (S-1)/\ln(N)$$

Pielou 均匀度指数 J:

$$J = H'/\ln(S)$$

Simpson 多样性指数 D:

$$D = 1-\sum P_i^2$$

式中：$P_i = N_i/N$，即种 i 的相对重要值；N_i 为第 i 个物种的重要值；N 为群落(样地)中所有物种重要值之和； S 为样地群落中的物种数。

1.3.3 群落径级结构和垂直结构划分

根据群落植物的径级结构特点，将不同生长型的树种划分为 5 个径级，I级，DBH＜2.5 cm；II级，2.5 cm≤DBH＜5 cm；III级，5 cm≤DBH＜7.5 cm；IV级，7.5 cm≤DBH＜10 cm；V级，DBH≥10 cm。

根据群落的实际情况，将群落植株的高度划分为 5 个高度等级，I级，H＜3 m；II级，3 m＜H≤5 m；

III级，5 m＜H≤7 m；IV级，7 m＜H≤9 m；V级，H≥9 m。

1.3.4 物种消长计算（张高磊等，2015）

更新率=累计进界株数/累计总株数；死亡率=累计死亡株数/累计总株数；死亡个体是指在复查时找到后发现已经死亡或无法找到的植株；更新个体是指在复查时新出现的植株个体。

数据分析利用 SPSS23.0 来通过 ANOVA(方差分析) 的 LSD(最小显著差异法) 对 2013 年、2015 年和 2019 年的物种多样性和径级结构以及垂直结构进行差异显著性分析，图表绘制与数据处理在 Microsoft Excel 2010、和 origin9.1 等软件中进行作图和统计。

2 结果与分析

2.1 优势种重要值变化

群落中重要值前 10 名的物种优势度及重要性存在一系列变化（表 1），重要值占比大部分均在 15%以下，只有 2015 年乔木建群种达到了 20.04%，就乔木层而言，2013—2015 年的建群种没有变化，而在 2019 年香叶树(*Lindera communis*)替代圆果化香（*Platycarya strobilacea*）占据最大优势，红叶木姜子（*Litsea rubescens*）、香叶树、刺楸、盐肤木（*Rhus chinensis*）、马桑（*Coriaria nepalensis*）和朴树的重要值在 7 年间总体上增加，其中香叶树在 2019 年增幅较大，增加了 1.5 倍左右，且重要值最大，其优势地位逐渐显现，圆果化香、香椿（*Toona sinensis*）、川榛（*Corylus heterophylla*）、槲栎（*Quercus aliena*）、梨（*Pyrus serrulata*）、响叶杨（*Populus adenopoda*）和薄叶鼠李（*Rhamnus leptophylla*）的重要值总体上减少，其中香椿的重要值排名虽有所下降但其优势度仍较大。在灌木层中，2013—2015 年小果蔷薇(*Rosa cymosa*)替代竹叶椒占据最大优势，在 2019 年小果蔷薇的优势地位没有变化，2013 年和 2015 年排名前十的物种更替变化较少，只有香椿替代灰毛浆果楝（*Cipadessa baccifera*）进入前十，但是在 2019 年圆果化香、珍珠荚蒾（*Viburnum foetidum*）和刺楸进入重要值前十，杭子梢、云南旌节花（*Stachyurus yunnanensis*）和红毛悬钩子（*Rubus wallichianus*）退出，六月雪（*Serissa japonica*）、珍珠荚蒾、小果蔷薇、香椿、刺楸、圆果化香、铁仔(*Myrsine africana*)和杭子梢的优势地位增加，竹叶椒、火棘（*Pyracantha fortuneana*）、云南旌节花、小冻绿树、红毛悬钩子、灰毛浆果楝和杭子梢的优势度逐渐下降。

表 1 2013—2019 年优势种的重要值特征

Table 1 Important value characteristics of dominant species from 2013 to 2019

层次 Layer	物种 Species	拉丁名 Latin name	***IV***（排序）***IV***（Sort） 2013	2015	2019
乔木层 Tree	圆果化香	*Platycarya longipes*	11.400（1）	20.046（1）	4.903 （9）
	香椿	*Toona sinensis*	9.693 （2）	7.995 （2）	9.138 （2）
	槲栎	*Quercus aliena*	8.597 （3）	5.277 （5）	6.959 （4）
	川榛	*Corylus heterophylla*	7.151 （4）	4.925 （6）	3.238（11）
	红叶木姜子	*Litsea rubescens*	6.672 （5）	5.428 （4）	6.812 （5）
	梨	*Pyrus serrulata*	6.124 （6）	3.535（10）	6.056 （6）
	香叶树	*Lindera communis*	5.176 （7）	4.222 （9）	13.466（1）
	盐肤木	*Rhus chinensis*	4.994 （8）	7.714 （3）	5.087 （8）
	响叶杨	*Populus Adenopoda*	4.605 （9）	2.854 （11）	3.274 （10）

	马桑	*Coriaria nepalensis*	2.879 （10）	4.322 （7）	3.211 （12）
	薄叶鼠李	*Rhamnus leptophylla*	2.763 （12）	4.298 （8）	2.367（13）
	刺楸	*Kalopanax septemlobus*	2.669 （13）	2.202 （12）	5.856 （7）
	朴树	*Celtis sinensis*	1.791 （16）	1.328 （20）	7.297 （3）
灌木层	竹叶椒	*Zanthoxylum armatum*	8.030 （1）	5.870 （3）	5.588 （2）
Shrub	小冻绿树	*Rhamnus rosthornii*	7.215 （2）	5.695 （5）	5.188 （3）
	小果蔷薇	*Rosa cymosa*	6.872 （3）	11.383（1）	7.441 （1）
	火棘	*Pyracantha fortuneana*	4.142 （4）	5.734 （4）	2.979（10）
	云南旌节花	*Stachyurus yunnanensis*	3.830 （5）	6.214 （2）	2.510（14）
	杭子梢	*Campylotropis macrocarpa*	3.795 （6）	2.524 （7）	2.769（12）
	灰毛浆果楝	*Cipadessa baccifera*	3.143 （7）	2.220（12）	2.796（11）
	红毛悬钩子	*Rubus pinfaensis*	2.713 （8）	2.344 （9）	-
	铁仔	*Myrsine africana*	2.658 （9）	2.397 （8）	3.251 （8）
	六月雪	*Serissa japonica*	2.584（10）	2.828 （6）	3.688 （6）
	香椿	*Toona sinensis*	2.039（13）	2.313（10）	4.906 （4）
	圆果化香	*Platycarya longipes*	1.523（17）	1.818（16）	4.077 （5）
	珍珠荚蒾	*Viburnum foetidum*	2.263（11）	2.110（14）	3.252 （7）
	刺楸	*Kalopanax septemlobus*	0.917（27）	1.311（19）	3.113 （9）

2.2 群落物种消长变化

群落物种消长变化研究表明，群落中物种组成及其消长有所变化，2013 年、2015 年和 2019 年物种数分别为 103 种（46 科 77 属）、112（46 科 81 属）和 102 种（48 科 73 属），群落中有 15 个种从群落中消失，随后又有 13 个种更新，其中石岩枫（*Mallotus repandus*）种群在 2015 年出现后又出现消失。由表 2 可知，3 次调查中，群落中优势物种的个体数呈现先增加后减少的趋势，群落中乔灌层的优势物种出现不同程度的更新和死亡，群落中乔木层物种消长变化小，2013—2015 年间盐肤木和香椿的更新率较高，群落中的没有优势物种消失，个体数增加，2015—2019 年间刺楸和朴树的更新率较高，更新率分别为 25.8%和 29%，盐肤木、圆果化香和川榛的死亡率较高，大部分物种的个体数量减少。灌木层中物种消长变化显著，珍珠荚蒾、六月雪、竹叶椒和铁仔的更新率较高，其个体数量逐渐增加，其中六月雪和珍珠荚蒾均在 7 年间个体数增加了 30.64%和 52.34%，小冻绿树、红毛悬钩子、火棘和杭子梢的死亡率增幅较大，在 2019 年其植物个体数量明显减少。

表 2 2013—2019 年优势种的变化特征

Table 2 Variation characteristics of dominant species from 2013 to 2019

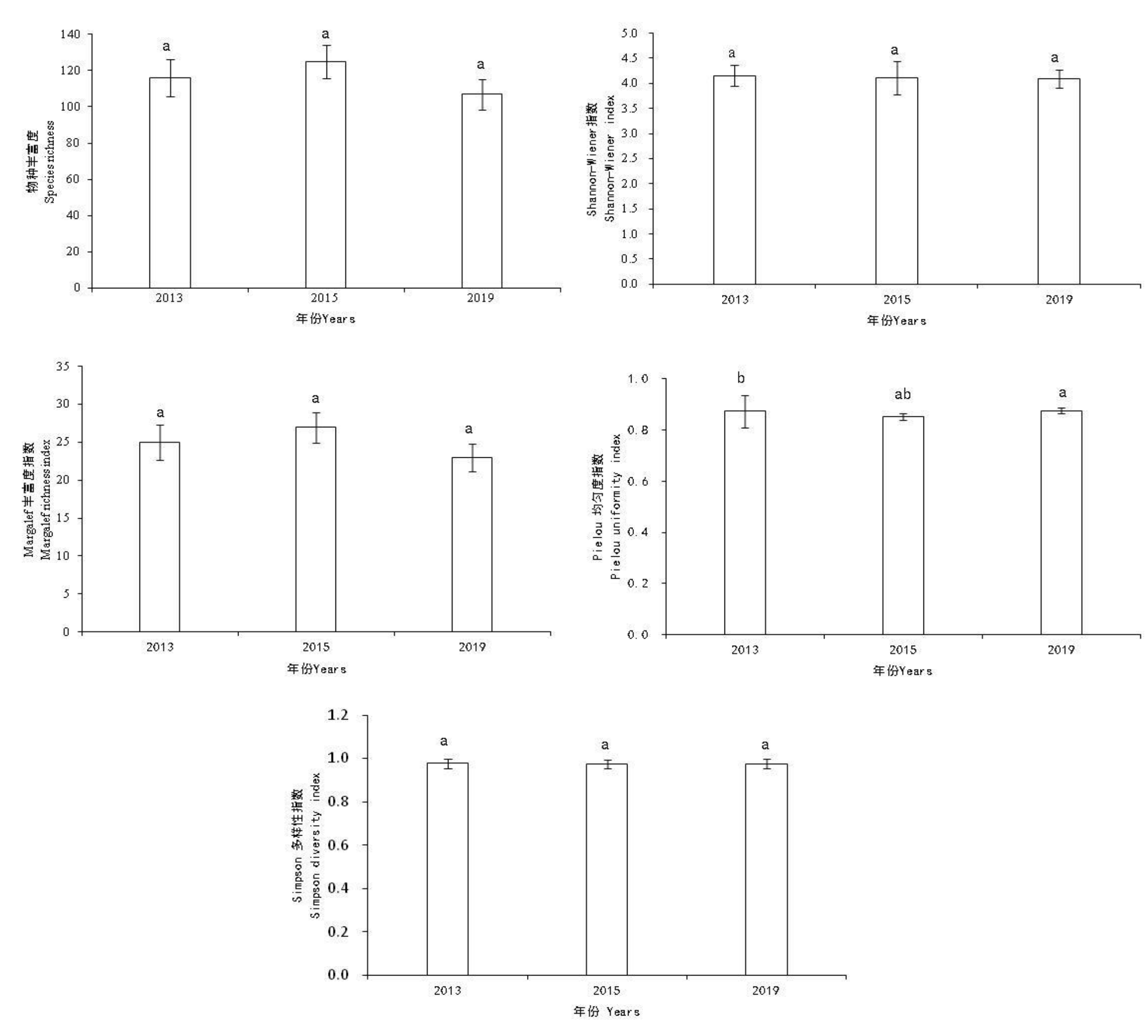
层次	物种	拉丁名	更新率	死亡率	株数

Layer	Species	Latin name	Rate of regeneration		Mortality		Individual		
			2013—2015	2015—2019	2013—2015	2015—2019	2013	2015	2019
乔木层 Tree	圆果化香	*Platycarya longipes*	0.067	0.097	0.000	0.145	28	40	12
	香椿	*Toona sinensis*	0.178	0.000	0.000	0.007	33	65	32
	槲栎	*Quercus aliena*	0.033	0.000	0.000	0.019	15	21	16
	川榛	*Corylus heterophylla*	0.039	0.000	0.000	0.145	41	48	9
	红叶木姜子	*Litsea rubescens*	0.072	0.000	0.000	0.059	20	34	20
	梨	*Pyrus serrulata*	0.011	0.097	0.000	0.004	13	14	16
	香叶树	*Lindera communis*	0.039	0.097	0.000	0.004	24	31	27
	盐肤木	*Rhus chinensis*	0.261	0.000	0.000	0.253	17	65	23
	响叶杨	*Populus Adenopoda*	0.006	0.000	0.000	0.022	10	11	5
	马桑	*Coriaria nepalensis*	0.111	0.000	0.000	0.089	10	30	6
	薄叶鼠李	*Rhamnus leptophylla*	0.044	0.000	0.000	0.048	10	19	6
	刺楸	*Kalopanax septemlobus*	0.017	0.258	0.000	0.000	7	11	19
	朴树	*Celtis sinensis*	0.000	0.290	0.000	0.000	4	4	13
灌木层 Shrub	竹叶椒	*Zanthoxylum armatum*	0.058	0.110	0.068	0.068	288	361	204
	小冻绿树	*Rhamnus rosthornii*	0.083	0.008	0.014	0.104	323	448	208
	小果蔷薇	*Rosa cymosa*	0.035	0.016	0.014	0.049	275	331	216
	火棘	*Pyracantha fortuneana*	0.045	0.006	0.014	0.077	176	252	74
	云南旌节花	*Stachyurus yunnanensis*	0.065	0.003	0.081	0.049	132	184	72
	杭子梢	*Campylotropis macrocarpa*	0.061	0.018	0.014	0.075	214	301	123
	灰毛浆果楝	*Cipadessa baccifera*	0.009	0.000	0.014	0.026	62	77	18
	红毛悬钩子	*Rubus pinfaensis*	0.031	0.006	0.000	0.079	194	238	49

铁仔	*Myrsine africana*	0.042	0.185	0.007	0.012	197	258	231
六月雪	*Serissa japonica*	0.074	0.057	0.000	0.028	186	309	243
香椿	*Toona sinensis*	0.070	0.027	0.007	0.005	79	175	162
圆果化香	*Platycarya longipes*	0.012	0.033	0.020	0.000	50	102	102
珍珠荚蒾	*Viburnum foetidum*	0.032	0.109	0.000	0.002	128	181	195
刺楸	*Kalopanax septemlobus*	0.047	0.038	0.007	0.000	38	105	147

2.3 群落多样性变化

群落多样性作为群落的基本特征，可以用来指示群落的生境状况，反映群落的组成结构、个体的分布格局变化等特征（Brkenhielm et al., 1998）。群落中物种多样性的研究结果表明（图 1），群落物种多样性指数在不同年份差异均不显著（*P*＞0.05），物种丰富度和 Margalef 丰富度指数均逐渐表现出先增加后减少趋势，在前 3 年的短期动态中，其物种数从 103 增加至 112 种，2019 年又减少到 102 种。Shannon-Wiener 指数在 7 年间基本保持稳定，但呈逐渐减少的变化趋势，Simpson 多样性指数基本保持不变。群落中 Pielou 均匀度指数变化较明显，表现出先减少后增加的特点，2013 年与 2019 年的 Pielou 均匀度差异性显著（*P*＜0.05），2015 年分别与 2013 年和 2019 年的差异性均不显著（*P*＞0.05）。



相同字母表示无显著性差异；不同字母表示显著差异（*P*＜0.05）。下同。

The same letters indicate no significant differences; Different letters indicate significant differences(*P*＜0.05). The same below.

图 1 2013—2019 年物种多样性差异及其变化特征

Fig. 1 Differences in species diversity and their changing characteristics from 2013 to 2019

2.4 径级结构变化

群落中个体的径级结构是反映群落结构的一个重要指标。由图 2 和图 3 可知，各径级在 7 年间的差异性均不显著（*P*＞0.05），群落中植物的径级结构呈现倒 J 型分布，总体上各径级的数量在增加，群落中各径级物种数总体变化比较一致，小径级的物种数量最多，分别是 115、119 和 99 种，中径级的物种数呈现逐渐增加趋势，然而大径级的物种数量表现出先增加后减少趋势，群落中径级主要集中于 0 cm≤DBH＜5 cm 范围内，3 次调查中乔灌层小径级的植物株数占比最大，其分别为 98.79%、97.47%和 97.34%，其中 0 cm≤DBH＜2.5 cm 的个体数在 2013-2015 年增加幅度较大，2015—2019 年间小径级树木数量表现小幅减少趋势。乔木层中最大径级的个体数增加，分别为 6 株、13 株、19 株，而灌木层中所有物种的 DBH≤7.5 cm，其中 0 cm≤DBH＜2.5cm 的数量最多，其中刺楸、圆果化香、香椿个体数量增加幅度较大，而杭子梢、火棘和小冻绿树的个体数量减少。

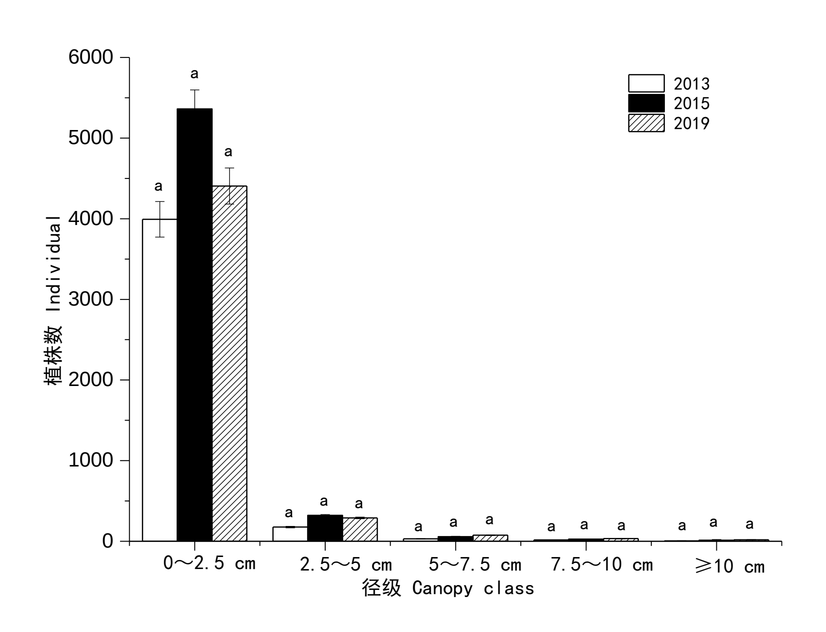


图 2 2013—2019 年不同径级株数及其差异性变化

Fig. 2 Number of plants with different diameters and their different changes from 2013 to 2019

2.5 垂直结构变化

群落高度是反映退化植被恢复的重要指标之一（安明态等 2008），图 3 和图 4 表明，各高度级在 3 次调查中没有显著差异（*P*＞0.05），群落中高度级呈现左偏型正态分布，总体上群落在 7 年间高度在 0~9 m 的个体数逐渐增加，高度均集中在 0~5 m 之间，占群落总数量的 90%以上，群落中物种数在 0 m≤H＜3 m 和 H≥9 m 的物种数增加。乔灌层 H＜3 m 的个体数占比最大，2013—2015 年的各高度级的个体数呈现增长趋势，其中 0 m≤H＜5 m 的增幅较大，而 2015—2019 年各径级个体数均出现不同程度的减少。乔木层中 H≥5 m 个体数在 7 年间逐渐增加，其中刺楸、红叶木姜子、香叶树、盐肤木、圆果化香和槲栎的个体数量在植被的演替过程中达到 10 株以上，但 H≥9 m 的树种株数先减少后增加趋势，

灌木层中物种数呈现减少趋势，其中杭子梢、火棘和小冻绿树的个体数在 0 m≤H<3 m 明显减少，而刺楸、圆果化香、香椿的个体数均呈现增加趋势。

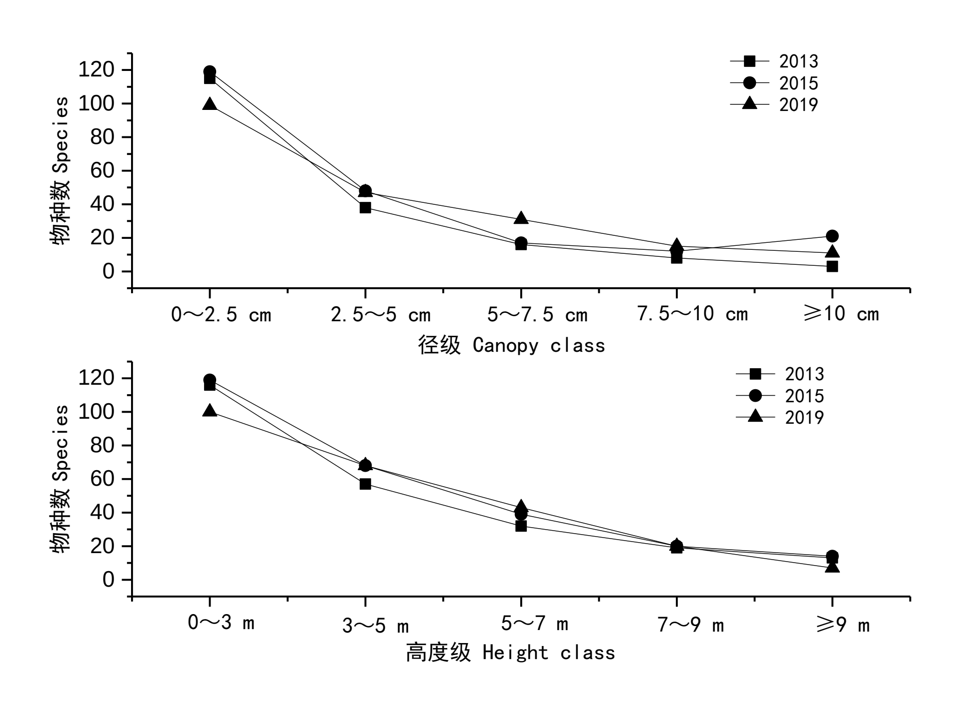


图 3 2013—2019 年各径级和高度级的物种数变化

Fig. 3 Changes in the number of species by diameter and height from 2013 to 2019

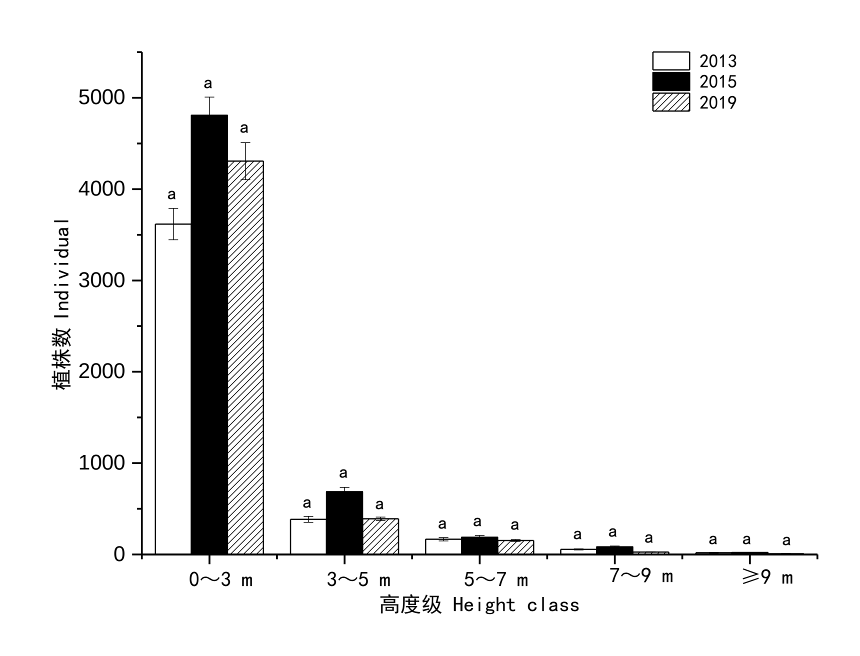


图 4 2013—2019 年不同高度级株数及其差异性变化

Fig. 4 The number of plants at different heights and their differences from 2013 to 2019

3 讨论

3.1 演替过渡种逐渐占据优势，先锋种将逐渐被替代，阳性种优势度仍显著

森林群落的演替是以群落结构的变化为表现特征的，而这首先是种类结构的变化（Knapp, 1984），研究表明，群落中出现不同程度的物种替代，乔木层中红叶木姜子、香叶树、朴树、刺楸、盐肤木和马桑等物种重要值在 7 年间增加，其中香叶树增幅较大，优势地位逐渐突出，这也反映了群落演替的实质（Cain & Shelton，2001），在茂兰自然保护区的树种适应等级种组划分研究中将香叶树作为喀斯特过渡种（喻理飞等 2002），且在灌丛灌木阶段和灌乔过渡阶段占据优势地位，乔木种在群落中的优势地位显现，会逐渐成为整个群落的优势种。但在现阶段，乔木的地位仍不典型，在黔西北喀斯特山地的不同演替阶段的群落结构研究有相似结论（何斌等，2019）。灌木层中六月雪、珍珠荚蒾、小果蔷薇、香椿、刺楸和圆果化香等物种的优势度明显增加，表明在演替进展中大部分阳性种仍处于良好生长状态，其光补偿点和饱和点高，耐旱性强，但在演替过程中随着生境条件的改善，群落出现少量轻微耐荫种，如六月雪，这与黔中喀斯特植被不同演替阶段的物种组成的研究结果相似（杨华斌等，2009）。火棘、小冻绿树、竹叶椒、杭子梢和红毛悬钩子等先锋种重要值逐渐降低，优势度不显著，说明先锋种多为阳性树种，具光补偿点、饱和点高，耐旱性强的特点，演替早期在群落中占据优势地位，但随着演替进行、生境条件改变以及种间的竞争力不足逐渐衰退（喻理飞等，2002），乔木种重要性提高逐渐抑制了先锋种和次先锋种的发展，从而逐渐衰退并被淘汰。

3.2 乔木层消长变化不显著，阳性种更新迅速，部分先锋种逐渐衰退

结果显示，群落中物种组成和数量变化逐渐明显，群落更新率和死亡率均呈现增加趋势，群落中有 15 个种从群落中消失，随后又有 13 个种更新，物种增减波动较小，物种更替变化基本处于平衡发展阶段，与西南喀斯特峰丛洼地次生林木本植物群落结构和多样性变化研究结果一致（张芳等，2020）。群落中乔木层变化不显著，说明群落处于演替中前期阶段，其植被类型以灌丛为主，乔木层数量较少，且在群落中比较稳定，受喀斯特生境和物种竞争的影响较小。朴树、刺楸等树种的更新率较高，说明生境的改变使得乔木开始凸显优势地位逐渐向上层空间发展的趋势。灌木层中珍珠荚蒾、竹叶椒和铁仔的更新率较高，个体数量增加，群落更新变化明显，说明群落中随着群落土壤养分的积累，群落高度增加、生境改善，少量乔木种出现更新，但乔木层不典型，下层空间的阳性树种在演替过程中仍更新迅速，这与前人在黔中的演替研究结果相似（司彬等，2008）。研究表明，群落中的先锋物种在演替早期出现较多，且幼龄树的数量不足，在群落演替竞争中不占优势，在演替后期衰退并退出群落(吕娜和倪健，2013)，小冻绿树、火棘和杭子梢等先锋种的死亡率均较高，表明群落中的先锋种已经开始出现衰退的情况，群落呈现出正向演替的特征。

3.3 群落的物种多样性特征复杂多样

群落中物种多样性变化较为复杂，多样性指数的差异性不显著，可能是由于群落的调查的时间间隔较短，物种的更替缓慢。在茂兰的喀斯特植被在恢复过程中的物种多样性研究中，演替过程中物种数逐渐呈现先增高后降低的趋势（肖志等，2014），群落中物种丰富度和 Marlegaf 丰富度指数在 3 次调查中呈现先增加再减小的趋势，说明黔中喀斯特次生林群落逐渐趋于稳定，同时也可能与其所处的特殊生境以及自身的生物生态特性有关。在茂兰自然保护区对其森林群落的研究认为在群落中 Shannon-Wiener 指数在不同阶段表现为随着群落演替的进行逐渐上升的规律（王圳等，2010），但是在对黔中喀斯特植被的研究中发现群落中 Shannon-Wiener 指数基本保持稳定，但是有略微的下降趋势，这可能与群落中物种的更替变化以及种间竞争有关。Pielou 均匀度指数呈现先上升后降低的变化，2013 年和 2019 年之间差异性显著，说明群落中均匀程度越高，物种间的关系越复杂，稳定性逐渐增强，群落在 7 年间逐渐趋向稳定和复杂化的趋势发展，这与茂兰喀斯特森林群落的数量特征的研究结论有相似结论（刘映良和薛建辉，2005）。

3.4 径级结构和垂直结构变化小

立木胸径的分布可以反映群落的数量特征和年龄结构，是指示植物群落稳定性和生长发育情况的重要指标。调查数据表明，3 次调查中径级和树高级均无显著差异性，说明群落在 7 年的时间周期对于该群落仍较短，对其差异性的影响较小，群落自然演替过程缓慢。群落径级分布呈现倒 J 型分布趋势，群

落处于稳定增长型阶段，与秦运芝等对八大公山的空间结构的研究结论相似（秦运芝等，2018）。小径级个体能维持群落的树种及数量更新，大径级个体又能保证群落的稳定性（游诗雪等，2016）。群落中树高级在 0 m≤H<3 m 的数量和种数最多，可能是群落处于演替中前期，以灌丛为主，乔木层不突出，层次结构分化不明显所造成的，这与张芳等（2020）对西南喀斯特次生林的群落结构变化的研究结果一致。对灌木层而言，小冻绿树、火棘和杭子梢在 0 m≤H<3 m 和 0 cm≤DBH<2.5 cm 的个体数量在 3 次调查中逐渐减少，而刺楸、圆果化香和香椿在灌木层中株数增加，说明黔中喀斯特群落处于良好更新和正常生长状态，原有的典型灌木种在林下空间所受到的竞争压力大，对空间和资源的需求量大，会出现随演替进展逐渐被淘汰，而更多的乔木种会出现在灌木层，这与亚热带红壤侵蚀退化区竞争特征的研究部分相似（王从容等，2019）。乔木层中 DBH≥10 cm 的株数和种数在 2019 年逐渐增加，而 H≥9 m 逐渐减少，可能由于石漠化地区土层浅薄，乔木扎根较浅，而黔中地区雨量充沛，易形成水土流失，而乔木还是处于年轻阶段，在自然因素的影响下可能形成风倒枯死和断顶，与贵州喀斯特石漠化地区的植物多样性和土壤理化性质的研究（盛茂银等，2015）中的结论相似。

4 结论

黔中喀斯特次生林群落研究发现：（1）乔木层中刺楸、朴树等物种的优势度增加，其更新变化较明显；（2）竹叶椒、火棘、杭子梢和红毛悬钩子等先锋种在灌木层中优势度逐步减小，其在群落中的死亡率高，其竞争不足而衰退；（3）群落趋于复杂和稳定方向发展，群落物种丰富度呈现先上升后降低的趋势，Shannon-Wiener 多样性指数基本保持稳定，均匀度指数在 2013 年和 2019 年间差异性显著；（4）群落中径级和高度级在不同年份间差异不显著，呈现“倒 J 型”和“左偏正态”分布趋势，树高级在 0 m≤H<3 m 的数量和种数较多，乔木层不典型，群落层次结构分化不明显，灌木层中小冻绿树、火棘和杭子梢在 0 m≤H< m 和 0 cm≤DBH<2.5 cm 的个体数量和种数减少，而刺楸、圆果化香和香椿个体数量增加，说明原有的典型灌木种被淘汰，灌木层中出现更多乔木种，高度占优势的乔木在生长过程中受到人为和自然因素干扰而数量减少。2013—2019 年黔中喀斯特次生林群落结构的变化缓慢且逐渐趋于复杂化，群落乔木种优势度和更新率的增大可能预示着群落处于演替发展的中前期阶段。黔中地区植被自然演替更新率在不受人为干扰的情况下是稳定朝着正向演替的方向发展的，物种的更替也较迅速，应采取相应的措施减少人为对植被的干扰，加强保护力度来防止植被再次退化。

参考文献：

AN MT 2008. Community structure and forest health assessment in natural restoration of Maolan degraded Karst vegetation [D]. Guiyang: Guizhou University, 33 [安明态，2008. 茂兰喀斯特植被恢复过程群落结构与健康评价[D]. 贵州：贵州大学，33.]

BRAKENHIELM S, LIU Q, 1998. Longterm effects of clearfelling on vegetation dynamics and species diversity in a boreal pine forest[J]. Biodivers Conserv, 7(2): 207-220.

CONDIT R, ASHTON P, BAKER P, et al., 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species [J] Science, 288(21): 141-418.

CONDIT R, ASHTON P, BUNYAVEJCHEWIN S, et al., 2006. The importance of demographic niches to tree diversity[J]. Science, 313(7), 98–101.

CAIN MD&SHELTON MG, 2001. Secondary forest succession following reproduction cutting on the upper coastal plain of southeastern Arkansas, USA [J]. For Ecol Manag, 146(1/3): 223-238.

FEELEY K J, DAVIES S J, PEREZ R, et al., 2011. Directional changes in the species composition of a tropical forest[J]. Ecology, 92 (4): 871－882.

HE JS, CHEN WL, LI LH, 1998. Community diversity of the main types of the evergreen broad-leaved forest in eastern part of the middle subtropical China [J]. Chin J Plant Ecol, 22(4): 16-24. [贺金生，陈伟烈，李凌浩. 1998.中国中亚热带东部常绿阔叶林主要类型的群落多样性特征[J]. 植物生态学报，22(4)：

16-24.]

HE B, LI Q, LIU Y, 2019 Community structure and species diversity at different vegetation successional stages in Northwest Guizhou [J]. Guihaia, 39(8): 1029-1038. [何斌，李青，刘勇，2019.黔西北地区不同演替阶段植物群落结构与物种多样性特征[J]. 广西植物，39(8)：1029-1038.]

KNAPP R(translation by SONG YC), 1984. Vegetation dynamics[M]. Beijing: Science Press: 26-80. [Knapp, R (宋永昌等译) , 1984. 植被动态[M]. 北京: 科学出版社: 26-80.]

LI JQ, 2006. Forest ecology [M]. Beijing: Higher Education Press: 300-303. [李俊清，2006. 森林生态学[M] . 北京:高等教育出版社:300-303.]

LIU HF, LI L, SANG WG, 2011. Species composition and community structure of the Donglingshan forest dynamic plot in a warm temper deciduous broad-leaved secondary forest, China [J]. Biodivers Sci, 19(2): 232-242. [刘海丰，李亮，桑卫国，2011. 东灵山暖温带落叶阔叶次生林动态监测样地:物种组成与群落结构[J]. 生物多样性，19(2)：232-242.]

LAN SA, SONG M, ZENG FP, et al., 2016. Species composition of woody plants in evergreen-deciduous broad-leaved karst forests, Southwest China [J]. Guihaia, 36(10): 1156-1164. [兰斯安，宋敏，曾馥平，等，2016.喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物组成特征[J]. 广西植物，36(10)：1156-1164.]

LIU YL, XUE JH, 2005. Quantitative properties of degraded Karst forest communities in Maolan mountain area of Guizhou [J] J. Nanjing For Univ(Nat Sci Ed), 29(3): 23-27. [刘映良，薛建辉，2005.贵州茂兰退化喀斯特森林群落的数量特征[J] . 南京林业大学学报(自然科学版)，29(3)：23-27.]

LOREAU M, NAEEM S, INCHAUSTI P, et al., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning:current knowledge and future challenges[J]. Science, 294(5543): 804-808.

LÜ N, NI J, 2013. Natural succession of vegetation in Tiantong national forest park, Zhejiang province of east China: A simulation study [J] Chin J Appl Ecol, 24 (1): 161-169. [吕娜，倪健，2013. 浙江天童国家森林公园植被自然演替动态模拟[J]. 应用生态学报，24(1)：161-169.]

MA KP, 2015. Biodiversity monitoring in China: From CForBio to Sino BON [J]. Biodivers Sci, 23 (1): 1-2. [马克平，2015. 中国生物多样性监测网络建设：从 CForBio 到 Sino BON[J]. 生物多样性，23(1)：1-2.]

MI XC, GUO J, HAO ZQ, et al., 2016. Chinese forest biodiversity monitoring: Scientific foundations and strategic planning [J]. Biodivers Sci, 24 (11): 1203-1219. [米湘成，郭静，郝占庆，等，2016.中国森林生物多样性监测：科学基础与执行计划[J]. 生物多样性，24(11)：1203-1219.]

PANDEY S K,SHUKLA R P, 2003. Plant diversity in managed sal (*Shorea robusta* Gaertn.) forests of Gorakhpur, India: species composition, regeneration and conservation [J]. Biodivers Conserv, 12(11) : 2295 -2319.

QIN X, LONG CL, 2016. Analysis on structure and distribution pattern of dominant arbor population at different succession stages of Karst forest in Maolan natural reserve [J]. J Guizhou Nor Univ (Nat Sci Ed), 34 (6): 33-38. [覃弦，龙翠玲, 2016. 茂兰喀斯特森林不同演替阶段优势乔木种群结构与分布格局[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版)，34(6)：33-38.]

QIN YZ, ZHANG JX, LIU JM, et al., 2018. Community composition and spatial structure in the Badagongshan 25 ha forest dynamics plot in Hunan Province [J]. Biodivers Sci, 26 (9): 1016-1022 . [秦运芝，张佳鑫，刘检明，等，2018. 湖南八大公山 25 ha 常绿落叶阔叶混交林动态监测样地群落组成与空间结构[J]. 生物多样性，26(9)：1016-1022.]

SHI ZM, CHENG RM, LIU SR, et al., 2002. Study on species diversity of plant communites in Baotianman [J] Sci Silv Sin, 38(6): 17-23. [史作民，程瑞梅，刘世荣，等，2002. 宝天曼植物群落物种多样性研究[J]. 林业科学, 38(6):17-23.]

SHENG MY, XIONG KN, CUI GY, et al., 2015. Plant diversity and soil physical-chemical properties in Karst

rocky desertification ecosystem of Guizhou, China [J]. Acta Ecol Sin, 35(2):434-448.[盛茂银，熊康宁，崔高仰，等，2015.贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质[J]. 生态学报，35(2)：434-448.]

WANG CR, LI SZ, YANG XY, 2019. Competitive patterns of pioneer species at different restoration levels in the subtropical red soil erosion and degradation region [J]. Chin J Appl Environ Biol,25 (2): 239-245. [王从容，李守中，杨贤宇，2019. 亚热带红壤侵蚀退化区不同恢复水平生境内先锋树种竞争特征[J]. 应用与环境生物学报，25(2)：239-245.]

WANG DL, ZHU SQ, HUANG BL, 2003. Changes of vegetation features of rocky desertification process in Karst area of Guizhou [J]. J Nanjing For Univ(Nat Sci Ed), 27(3): 26-30. [王德炉，朱守谦，黄宝龙，2003. 贵州喀斯特区石漠化过程中植被特征的变化[J]. 南京林业大学学报(自然科学版)，27(3)：26-30.]

WANG Z, ZHANG JC, WANG RY, et al., 2010. Species composition and diversity in the process of natural vegetation succession in Huajiang Karst valley [J]. J For Eng, 24(6): 48-51. [王圳，张金池，王如岩，等，2010. 喀斯特峡谷植被演替过程中的物种组成及多样性[J]. 林业科技开发，24(6)：48-51.]

WANG YQ, TIAN L, ZHONG L, et al., 2015. Community structure and species diversity of *Schima superba-Pinus massoniana* communities in Dongbaishan Nature Reserve [J] J. Zhejiang Univ, (Sci Ed),42 (1): 38-46.[王云泉，田磊，仲磊，等，2015. 东白山自然保护区木荷-马尾松群落结构及物种多样性分析[J]. 浙江大学学报(理学版)，42(1)：38-46.]

WRIGHT SJ, 2002. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence[J] Oecologia, 130(1), 1–14.

XIONG KN, CHEN YB, CHEN H, 2011. Turn the stone into gold：Guizhou rock desertification control technology and model[M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press: 36．[熊康宁，陈永毕，陈浒，2011.点石成金：贵州石漠化治理技术与模式［M］. 贵阳：贵州科技出版社：36．]

XIAO Z, AN MT, YU LF, et al., 2014. Study on the change of species diversity in the process of vegetation restoration in Maolan Karst[J]. S Chin Agric, 8(18):163-164. [肖志，安明态，喻理飞，等，2014. 茂兰喀斯特植被恢复过程物种多样性变化研究[J]. 南方农业，8(18)：163-164].

XUE JH, REN QS, YUAN HH, 2006. Forest ecology [M]. Beijing: China Forestry Press:127-130. [薛建辉，任青山，院宏华，2006. 森林生态学［M］北京：中国林业出版社：127-130.]

YAMADA T, AIBA S I, KUBOTA Y, et al., 2011. Dynamics of species diversity in a Japanese warm -temperate secondary forest[J] . Ecosphere, 2(7) : 97-136.

YANG HB, WEI XL, DANG W., 2009. Species composition and diversity variations at different succession stages of Karst vegetation in Central Guizhou [J]. J Mount Agric Biol, 28(3): 203-207. [杨华斌，韦小丽，党伟，2009.黔中喀斯特植被不同演替阶段群落物种组成及多样性[J]. 山地农业生物学报，28(3)：203-207.]

YANG QS, MA ZP, XIE YB, et al., 2011. Community structure and species composition of an evergreen broad-leaved forest in Tiantong’s 20 ha dynamic plot, Zhejiang Province, eastern China [J]. Biodivers Sci, 19 (2): 215-223. [杨庆松，马遵平，谢玉彬，等，2011. 浙江天童 20ha 常绿阔叶林动态监测样地的群落特征[J]．生物多样性，19(2)：215-223.]

YOU SX KU WP, ZHU H, et al., 2016. Community dynamics of arbor layer in the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forests during 1996-2012 in Tianmu Mountain [J]. Sci Silv Sin，52(10):1-9. [游诗雪，库伟鹏，朱弘，等，2016. 1996—2012 天目山常绿落叶阔叶混交林乔木层群落动态[J]. 林业科学，52(10)：1-9.]

YU LF, ZHU SQ, YE JZ, et al., 2002. Dynamics of a degraded Karst forest in the process of natural restoration [J]. Sci Silv Sin, 38(1): 1-7. [喻理飞，朱守谦，叶镜中，等，2002. 退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究[J]．林业科学，38(1)：1-7.]

YUAN L, ZHOU HR, ZONG ZL, et al., 2014. Structural characteristics and diversity of typical shrub plant

community in the Urumqi Region [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 34 (3): 595-603. [袁蕾，周华荣，宗召磊，等，2014. 乌鲁木齐地区典型灌木群落结构特征及其多样性研究[J]. 西北植物学报，34(3)：595-603.]

ZHANG GL, DU F, WANG H, et al., 2015. Study on tree layer dynamic in Xishuangbanna montane rain forest based on 20 years'monitoring [J]. Acta Ecol Sin,35 (12): 4053-4062. [张高磊，杜凡，王欢，等，2015. 西双版纳山地雨林乔木层树种 20 年动态研究[J] . 生态学报，35(12)：4053-4062.]

ZHANG F, DU H, ZENG FP, et al., 2020. Changes of woody community structure and diversity in Karst peak-cluster depressions in southwest China [J]. Acta Ecol Sin, 40(12): 4094-4104. [张芳，杜虎，曾馥平，等，2020.西南喀斯特峰丛洼地木本植物群落结构与多样性变化[J]. 生态学报，40(12)：4094-4104].

ZOU S, ZHOU GY, ZHANG QM, et al., 2018. Long-term (1992-2015) dynamics of community composition and structure in a monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve [J]. Chin J Plant Ecol, 42(4): 442-452.[邹顺，周国逸，张倩媚，等，2018. 1992-2015 年鼎湖山季风常绿阔叶林群落结构动态[J]. 植物生态学报，42(4)：442-452.]